LE POLLEN DU BUBBIA PERRIERI R. CAP. RAPPORTS PALYNOLOGIQUES AVEC LES AUTRES GENRES DE WINTÉRACÉES

D. LOBREAU-CALLEN

LOBREAU-CALLEN, D. — 6.05. 1977. Le pollen de Bubbia perrieri R. Cap. Ses rapports palynologiques avec les autres genres de Wintéracées, *Adansonia*, ser. 2, 16 (4) : 445-460. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Par la morphologie pollinique, l'échantillon récolté par H. PERRIER DE LA BÂTHIE sous le numéro *10150* et décrit par R. CAPURON comme *Bubbia perrieri* semble plus proche du genre *Belliolum* que du genre *Bubbia*, mais il s'en distingue toutefois par le nombre très réduit des perforations au niveau des cloisons communes.

ABSTRACT: By the pollen morphology, the specimen collected by H. PERRIER DE LA BÂTHIE under the number *10150* and described by R. CAPURON as *Bubbia perrieri* looks nearer to the genus *Belliolum* than the genus *Bubbia*, but differs only by the low number of little round holes on the internal walls.

D. Lobreau-Callen, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La seule *Winteraceæ* actuellement connue à Madagascar est représentée par un unique échantillon (*Perrier de la Bâthie 10150*) conservé à l'Herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Par son isolement géographique et l'originalité de ses caractères, cette *Winteraceæ* est d'un très grand intérêt systématique. Elle fait d'ailleurs l'objet de recherches plus approfondies par M. BARANOVA et par M. le Professeur J.-F. LEROY qui m'a confié l'étude du pollen.

Le but de ce travail est d'essayer de voir si cette espèce présente, parmi les *Winteraceæ*, des caractères palynologiques originaux, susceptibles de contribuer à élucider, au sein de la famille, les rapports de cette espèce avec les autres genres.

Le pollen étudié a généralement été observé acétolysé en microscopie photonique; parfois, il n'a pas été traité mais simplement coloré à la fuchsine basique, mettant ainsi en évidence l'endexine fortement colorée. En microscopie électronique à transmission (MeT), le pollen a été fixé à la paraformaldéhyde, postfixé au tétroxyde d'osmium et inclus dans l'Épon; les coupes ont été colorées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb. En microscopie électronique à balayage (MeB), le pollen a été observé généralement non acétolysé. La terminologie utilisée est celle de K. FAEGRI & J. IVERSEN, 1964.

LÉGENDES COMMUNES A L'ENSEMBLE DES PLANCHES : les flèches indiquent des perforations. — C = columelle; E = endexine; G = gemmule; *i* = intine; *m* = mur du réseau; P = « pont »; S = sole; T = tectum; V = verrue.

1. DESCRIPTION DU POLLEN DE *BUBBIA PERRIERI*

Les grains de *B. perrieri* ont été décrits pour la première fois en 1963 par H. STRAKA, puis en 1975.

Le pollen est en tétrades tétraédriques (Pl. 1, 2) dont le diamètre est de 57,4 μ en moyenne, composées de quatre monades hétéropolaires (P = 31 μ; E = 45 μ) qui présentent chacune une aperture distale constituée d'une ecto- et d'une endoaperture centrées et de mêmes dimensions (Pl. 1, *1*, *3*). Le contour général de l'endoaperture est fréquemment elliptique (Pl. 2, *5*, *8*), parfois subcirculaire avec des bords très irréguliers (Pl. 1, *5*) et mesure 5,6 μ de diamètre (jusqu'à 20 μ pour la plus grande dimension).

Lorsque le contour de l'*aperture* est elliptique, le grand axe est allongé, soit parallèlement au plan de soudure de deux monades sœurs, soit, moins fréquemment, obliquement à 45° dans un plan perpendiculaire à ce plan de soudure. Le grand axe étant généralement inférieur à deux fois la longueur du petit axe et les extrémités des apertures étant arrondies, il ne peut alors s'agir que d'un pore (K. FAEGRI & J. IVERSEN, 1964, 1975).

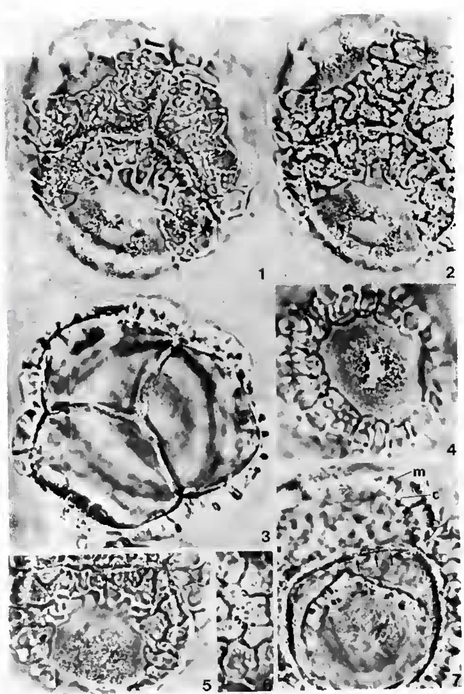
L'ectoaperture est réduite à une membrane de contour net (Pl. 2, *5*, *8*) qui épouse la forme de l'endoaperture. Cette membrane est épaisse, verruqueuse ou clavée (Pl. 2, *2*). Sous la pression de l'intine et des parois de la cellule pollinique, lorsqu'elle est turgescente, la membrane aperturale, rigide du fait de son épaisseur, se déchire (Pl. 2, *1*) en lui donnant ainsi un aspect de colpus ou sulcus (Pl. 1, *1*, *2*, *4*; 2, *5*) pouvant présenter une forme subtriangulaire (grain « trichotomosulqué », H. STRAKA, 1963, 1975).

L'aperture est entourée d'une marge scabre, nette (Pl. 1, *4*; 2, *4*, *5*), recouvrant des costæ endexiniques (costæ-pori), épaisse (4 μ), nettes (Pl. 2, *7*), plus ou moins circulaires, de 10 μ de large, endosculptées dans la partie limitant l'aperture où elles sont souvent craquelées (Pl. 1, *4*, *7*). Les costæ, observées au MeT ou MeB sont recouvertes par une sole très mince, faiblement ornementée (Pl. 2, *9*).

La sculpture et la structure de l'*exine* diffèrent suivant la région de la monade considérée.

La *partie libre* de la monade, c'est-à-dire l'hémisphère distal, est réticulée (Pl. 1 et 2). Les mailles du réseau très irrégulières peuvent avoir de grandes dimensions (jusqu'à 12 μ pour la plus grande largeur), un contour légèrement ondulé (Pl. 1, *1*, *2*); le mur présente une crête arrondie au sommet (Pl. 1, *3*; 2); il est simplicolumellé (Pl. 1, *1*, *6*; 2), très rarement duplicolumellé (Pl. 1, *2*); le diamètre maximum des columelles, cylindriques au sommet, légèrement fusiformes ou parfois obconiques et élargies à la base (Pl. 1, *7*; 2, *6*), est identique à la largeur du mur; les columelles sont toujours hautes et leur hauteur varie de 2 à 4 μ. Au centre des mailles on peut observer dans de nombreux grains quelques clavæ ou bacules très irrégulièrement répartis (Pl. 1, *2*; 2, *1*, *4*). La sexine mesure 5,3 μ environ d'épaisseur et la nexine 1,2 μ.

Dans les *régions latérales* du pollen, c'est-à-dire dans la région où se fait la soudure des monades, les mailles du réseau continu d'une monade à l'autre, sont brusquement interrompues au niveau du plan de soudure



Pl. 1. — **Bubbia perrieri** R. Cap. : **1, 2,** L.O. analyse de l'exine; **3,** coupe optique de l'exine passant au niveau d'une perforation; **4,** aperture distale d'une monade et membrane aperturale déchirée en son centre, marge scabre; **5,** membrane aperturale avec un contour irrégulier; **6,** réseau simplicolumellé; **7,** perforation des parois communes à deux monades × 1 000.

et sont limitées par un mur simplicolumellé qui ceinture ainsi toute la monade à l'équateur (Pl. 1, *5*; 2, *1*). Le réseau simplicolumellé repose sur la sole particuliérement réduite au niveau de la marge.

L'endexine qui est trés épaisse et endosculptée autour de l'aperture, formant les costæ-pori, est plus mince sous l'ectexine dans les autres régions du pollen (Pl. 3, *1*). Au MeT, l'endexine est microendosculptée. L'épaisseur de la sole est approximativement 3 fois celle de l'endexine.

C'est par la partie proximale des monades qu'est assurée la cohésion de la tétrade. Dans toute cette région, l'exine de 0,5 μ d'épaisseur est modifiée : l'ectexine est réduite à la couche columellaire par laquelle se fait la soudure des monades et à la sole moins épaisse que dans la partie libre de la monade. Quant à l'endexine, elle est toujours très réduite puisqu'elle est inférieure au dixième de l'épaisseur de la sole (MeT). La tétrade est ainsi acalymmée et la cohésion se fait par la couche columellaire discontinue. L'exine présente de très fines perforations dans sa région latérale (Pl. 1, *3*, *7*). A ce niveau, la soudure des monades se fait par l'intermédiaire de la sole et de l'endexine.

Pour mieux préciser les rapports de *B. perrieri* avec les autres *Winteraceæ*, il convient de donner brièvement les caractères polliniques des autres genres de la famille.

2. DESCRIPTION SUCCINCTE DU POLLEN DES AUTRES GENRES DES *WINTERACEÆ*

Plusieurs caractères du pollen de la famille ont été donnés dans de nombreux travaux et notamment dans ceux de H. von Mohl, 1835; N. Wille, 1886; R. Wodehouse, 1935; I. W. Bailey & C. G. Nast, 1943, 1945; G. Erdtman, 1952, 1964; A. T. Hotchkiss, 1955; N. N. Bhandari, 1963; F. B. Sampson, 1963, 1974; J. Fiser & D. Walker, 1967; Ph. Guinet, 1969; C. J. Heuser, 1971; H. A. Martin, 1973; J. W. Walker, 1976. Le pollen de l'ensemble de la famille est actuellement en cours d'étude par J. Praglowski pour la “ World Pollen and Spore Flora ”. Le pollen de plusieurs espéces a également été observé au Laboratoire de Palynologie du C.N.R.S. à Montpellier et je tiens à remercier M. Van Campo qui a bien voulu me communiquer sa documentation inédite (lames, schémas).

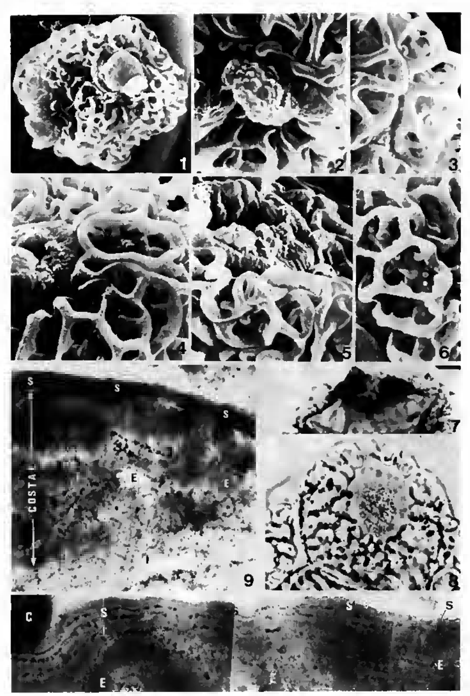
Quelques observations de la structure de l'exine ont également été réalisées au MeT par F. Roland en 1971 et par V. Ch. Agababyan en 1972 pour les grains de *Drimys winteri*.

Le pollen des *Winteraceæ* est en tétrades tétraédriques (Pl. 4, 5, 6) ou plus rarement en grains simples (*Zygogynum pomiferum* et *Z. balansæ*, F. B. Sampson, 1974).

L'*aperture* est toujours unique par monade ou eumonades et en position distale. Sa forme varie suivant les espèces :

— elliptique chez *Bubbia*[1] (Pl. 4, *6*, *7*), plus rarement chez *Belliolum*

1. Dans tout le texte le genre *Bubbia* est utilisé dans son sens restreint tel que P. Van Tieghem l'a défini et donc non compris l'espèce *B. perrieri* que R. Capuron lui a rapportée en 1963.



Pl. 2. — **Bubbia perrieri** R. Cap. : **1**, pollen × 1 000; **2**, membrane aperturale × 2 700; **3**, clavæ au niveau de la soudure de trois monades × 2 600; **4**, marge scabre, clavæ dans les mailles du réseau × 2 700, simplicolumellé × 2 600; **5**, exine dépourvue de clavæ dans les mailles du réseau × 2 700; **6**, base élargie des columelles × 2 600; **7**, costæ × 1 000; **8**, membrane aperturale de contour elliptique × 1 000; **9**, coupe de l'exine au niveau des costæ montrant la sole très fine (un feuillet) au niveau de la marge par rapport à l'endexine × 32 000; **10, Bubbia amplexicaulis** Parm., la sole au niveau de l'aperture : contrairement à ce que l'on observe chez **Bubbia perrieri** (9) la sole présente ici trois feuillets (à gauche) à proximité de l'aperture et un seul (à droite) en s'éloignant de l'aperture (× 54 000).

et chez *Drimys* sect. *Drimys*; le grand axe de l'aperture est orienté parallèlement au plan de soudure des deux monades filles (*Bubbia*, rarement *Belliolum* et *Drimys* sect. *Drimys*), plus rarement dans un plan perpendiculaire à ce dernier (*Belliolum*, *Drimys* sect. *Drimys*). Exceptionnellement, elle peut être très allongée, mais avec des extrémités arrondies; dans ce cas, les mailles du réseau sont brusquement interrompues de part et d'autre de l'aperture, néanmoins, ces mailles sont fermées par un mur simplicolumellé;

— circulaire et c'est le cas le plus fréquent, que l'on rencontre dans tous les genres (ex. : Pl. 4, *6*, *11*; 5, *1*, *7*, *11*; 6, *2*).

Les limites des apertures sont diffuses chez quelques espèces de *Bubbia* (*Bubbia amplexicaulis*, *B. semecarpoides*), irrégulières chez *Belliolum* (Pl. 5, *7*, *8*) et parfois chez *Drimys* sect. *Drimys* (Pl. 6, *10*) ou nettes chez *Drimys* (Pl. 6, *3*, *10*), *Pseudowintera* (Pl. 6, *1*) *Exospermum* (Pl. 6, *13*), *Zygogynum* (Pl. 5, *11*).

Chez plusieurs genres, l'aperture est entourée d'une marge scabre et nette, recouvrant les costæ parfois finement craquelées à la limite de l'endoaperture (*Belliolum* — Pl. 5, *7*, *8* —, *Drimys* sect. *Drimys* — Pl. 6, *3*, *9* —) et dont le contour externe est généralement circulaire (*Belliolum*, *Drimys* sect. *Drimys*, *Exospermum* et *Zygogynum*).

La membrane aperturale est parfois difficilement distincte car elle est diffuse, ornementée d'un réseau à mailles fines à la périphérie, scabre uniquement en son centre (*Bubbia amplexicaulis*, *Bubbia semecarpoides*). Dans les autres genres ainsi que chez de nombreuses espèces de *Bubbia*, elle est mince, extrêmement souple et clavée (*Pseudowintera* — Pl. 6, *1* —, *Drimys* sect. *Tasmania* — Pl. 6, *10*), simplement scabre (*Exospermum* — Pl. 6, *13* —, *Zygogynum* — Pl. 5, *11*), ou épaisse, verruqueuse et clavée (*Bubbia p. p.*, *Belliolum* — Pl. 4, *11* — *Drimys* sect. *Drimys*) et dans ce cas par suite de sa rigidité, se déchire sous la pression de l'intine et des parois de la cellule pollinique lorsqu'elle est turgescente (Pl. 6, *3*, *9*).

Le diamètre des apertures est relativement de grande dimension dans la plupart des genres, de faible importance uniquement dans les trois genres, *Bubbia*, *Exospermum* et *Zygogynum*.

L'aspect de l'*exine* varie selon que l'on considère la région distale libre ou latéro-proximale soudée au pollen.

Dans sa *partie libre*, chaque monade est réticulée (tous les genres) ou parfois tectée perforée (*Zygogynum p.p.*). Les mailles du réseau, irrégulières, ont un contour plus ou moins ondulé et sont généralement de grandes dimensions (*Bubbia*, *Belliolum*, *Pseudowintera*, *Drimys*, *Zygogynum p.p.*) ou bien ont un contour subcirculaire et un petit diamètre (*Exospermum*, — Pl. 6, *13* —, *Zygogynum p.p.* — Pl. 5, *11*, *12* —), leur centre est occupé par quelques clavæ ou bacules (*Bubbia howeana* — Pl. 4, *7* —, *Drimys aromatica*). Le mur présente généralement une crête aiguë à son sommet (*Bubbia*, *Belliolum*, *Pseudowintera*, *Drimys*, *Zygogynum p.p.* — Pl. 5, *2* à *9* —) ou peut être aplati (*Exospermum*, *Zygogynum p.p.*).

Chez plusieurs espèces de *Zygogynum* (ex. *Z. stipitatum*) le réseau peut être duplicolumellé, mais dans tous les autres cas, comme chez tous



Pl. 3. — Comparaison des rapports d'épaisseur sole /endexine au pôle distal à proximité de l'équateur des monades : **1, Bubbia perrieri** R. Cap. × 32 000; **2, Bubbia amplexicaulis** Parm. × 110 000; **3, Belliolum crassifolium** (Baill.) v. Tiegh. × 40 000. — **Bubbia amplexicaulis** Parm. : **4,** sole et endexine endosculptee avec de nombreux amas noduleux dans sa partie profonde en région distale du pollen × 35 000; **5,** jeune grain × 35 000; **6,** grain mûr × 55 000 : sole feuilletée au niveau de l'aperture se réduisant à un seul feuillet au pôle distal hors de l'aperture; endexine endosculptée; **7** et **8,** feuillet de la sole épaissi et endexine de plus en plus réduite lisse et massive en se rapprochant des faces latérales du pollen × 60 000; **9,** une large perforation dans une cloison commune à deux monades × 20 000. — L'emplacement des coupes 2, 4, 6, 7, 8 est indiqué sur le grain Pl. 4, *2*.

les autres genres de la famille, il est simplicolumellé. Le mur du réseau présente une largeur régulière inférieure ou égale au diamètre maximum des columelles chez *Bubbia* et *Belliolum*, ou est supérieur à ce diamétre chez *Pseudowintera*, *Drimys*, *Exospermum* et *Zygogynum*.

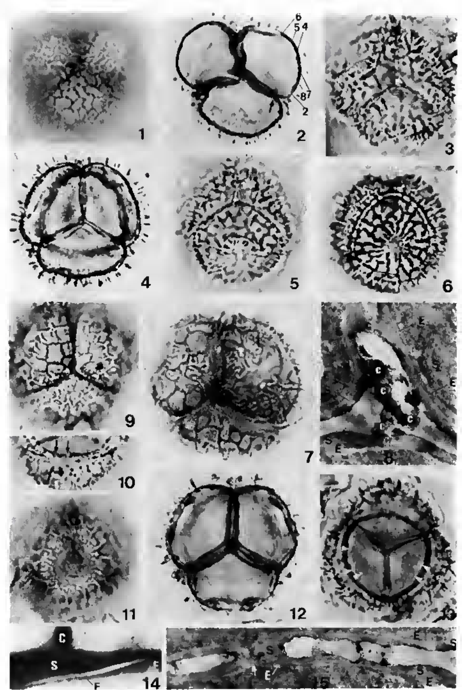
Les columelles sont soit fusiformes ou obconiques et généralement arrondies vers la base (*Bubbia* — Pl. 5, *5* —, *Belliolum* — Pl. 5, *7*, *8* —, *Drimys* — Pl. 5, *9* —, *Pseudowintera*), soit entièrement cylindriques (*Exospermum*, *Zygogynum*) elles peuvent être ramifiées au sommet (ex. *Zygogynum vieillardii*) ou à la base (ex. *Drimys brasiliensis*).

Sur les *faces latérales*, à proximité des soudures des tétrades, les mailles du réseau continu d'une monade à l'autre sont brusquement interrompues au niveau de la soudure des monades. Cette coupure est soulignée par une bande ectexinique en forme de mur continu fermant ainsi chaque maille interrompue (ex. Pl. 5, *2*, *4*, *5*). Ce mur est identique à celui du réseau et généralement simplicolumellé chez *Bubbia*, *Belliolum*, simpli- à duplicolumellé et perforé chez *Pseudowintera*, *Drimys* sect. *Tasmania* et pluricolumellé, tecté perforé avec les columelles et les perforations plus réduites vers les plans de soudure chez *Drimys* sect. *Drimys* (Pl. 6, *4*). Cette structure n'a été observée ni chez *Zygogynum*, ni chez *Exospermum*.

Chez plusieurs espéces, la région subéquatoriale ectexinique simplicolumellée est absente ou discontinue (ex. *Belliolum crassifolium* — Pl. 4, *9* —, *Bubbia amplexicaulis*) ou bien peut être suivie d'une zone circulaire lisse ex. *Bubbia insularis*, *Belliolum crassifolium*, *B. rivulare*, *Pseudowintera colorata* — Pl. 6, *1* —, *Drimys brasiliensis* sect. *Drimys*) ou scabre (ex. *Bubbia howena*, Pl. 4, *7*; 5, *2* —, *B. isoneura* — Pl. 5, *2*, *3*, *4* —, *B. semecarpoides*, *Drimys xylocarpa* sect. *Tasmania*).

La sole relativement épaisse sous le réseau est au contraire très amincie au niveau des costæ-pori lorsqu'ils existent (Pl. 4, *14*); l'endexine est très réduite sous l'ensemble du pollen (Pl. 3, *2*, *3*; 4, *8*, *15*). Au niveau des faces latérales, la sole est brusquement amincie et est souvent finement perforée (ex. *Drimys brasiliensis* — Pl. 6, *5* —). Chez *Bubbia amplexicaulis*, au niveau de l'endoaperture la sole est constituée de trois ou quatre feuillets serrés comme on en observe fréquemment sur tout le contenu du grain des *Annonacaæ* (B. LUGARDON & A. LE THOMAS, 1974), ou à l'aperture seulement chez certaines Nymphéales, Centrospermales, Ranales... (F. ROLAND, 1968); l'endexine est endosculptée et épaisse (Pl. 3, *4*) à proximité de l'aperture, discontinue et constituée de masses plus ou moins cupuliformes sous l'aperture (Pl. 3, *5*, *6*).

Dans les *régions proximales* où les monades sont soudées entre elles, l'exine est modifiée, elle est toujours plus lisse qu'au pôle distal, notamment chez *Exospermum* et *Zygogynum p.p.*; la soudure des monades se fait par l'intermédiaire de la couche discontinue columellaire (Pl. 5, *3*): la sole est plus ou moins réduite dans son épaisseur. Les tétrades sont ainsi acalymmées et la cohésion se fait par la couche columellaire. Chez *Drimys* sect. *Drimys* et en particulier chez *D. brasiliensis*, il est remarquable d'observer qu'après acétolyse le pollen est aisément isolé en monades (Pl. 6, *4*, *5*) et que la soudure de ces dernières se fait au niveau des facettes et très



Pl. 4. — (× 1 000) **Bubbia amplexicaulis** Parm. : **1**, exine; **2**, coupe de l'exine passant par des apertures et une perforation (les nos indiquent la place des coupes de la planche 3). — **Bubbia semecarpoides** (F. v. M.) Burtt : **3**, perforation des cloisons communes. — **Bubbia pancheri** (Baill.) Burtt : **4**, coupe optique; **5**, perforations des cloisons communes; **6**, aperture distale de petites dimensions. — **Bubbia howena** (F. v. M.) v. Tiegh. : **7**, exine, ornementation scabre des faces latérales. — **Bubbia amplexicaulis** Parm. : **8**, coupe de l'exine au niveau des pôles proximaux de trois monades acalymmées × 20 000. — **Belliolum crassifolium** (Baill.) v. Tiegh. : **9**, exine. — **Belliolum sp.** (= *Bubbia pauciflora* Dandy) : **10**, perforations des cloisons communes. — **Belliolum sp.** (= *Bubbia insularis* Baill.) : **11**, aperture, marge; **12**, coupe de l'exine passant par les costæ-pori; **13**, perforations des cloisons communes de deux monades vues de trois-quarts. — **Belliolum crassifolium** (Baill.) v. Tiegh. : **14**, l'exine à proximité des costæ × 10 000. — **Bubbia amplexicaulis** Parm. : **15**, cloison commune à deux monades passant par une petite perforation × 20 000.

peu au niveau des arêtes où les columelles sont en nombre plus réduit.

Dans l'ensemble des genres, les parois communes présentent des perforations circulaires et de répartition anarchique au pôle proximal[1], nombreuses de diamètre moyen chez *Bubbia* et *Belliolum* (Pl. 3, *9*; 4, *2*, *3*, *5*, *10*, *13*, *15*), peu nombreuses et très fines chez *Drimys* (Pl. 6, *5*). En outre à proximité de la région équatoriale des perforations de plus grand diamètre sont disposées tout autour des monades chez *Bubbia*, *Belliolum* et à un degré moindre chez *Pseudowintera*, *Exospermum* et *Zygogynum*; ces perforations sont très fines et très peu nombreuses dans les autres genres, lorsqu'elles existent. Au niveau des perforations la cohésion des monades se fait par la soudure de la nexine (sole + endexine) des monades (ex. Pl. 6, *1*).

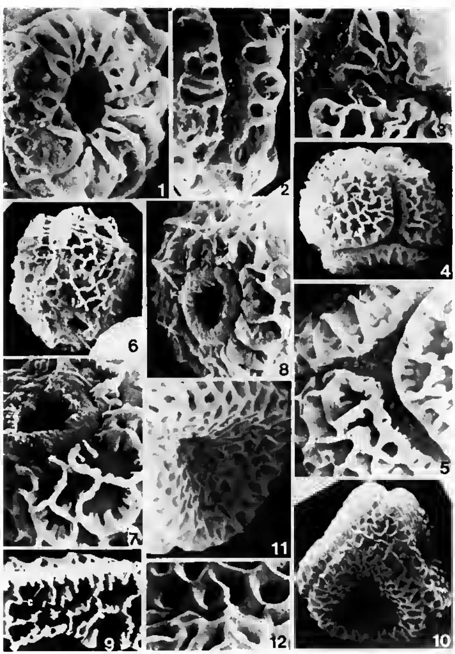
Au MeT, l'ultrastructure de l'exine du pollen de *Bubbia amplexicaulis* et de *Belliolum crassifolium* est comparable à celle de *Drimys winteri*, publiée par F. Roland en 1971 : la sole est très réduite au niveau de la marge; en dehors de la région aperturale, elle est au contraire très épaisse alors que l'endexine est très mince. L'ultrastructure de l'exine de ces deux espèces diffère néanmoins de celle de *Drimys* par :

— L'absence de costæ-pori et la structure feuilletée de la sole à l'aperture, cette dernière réduite à un feuillet hors de l'aperture mesurant jusqu'à dix fois l'épaisseur de l'endexine devenue massive et lisse chez *Bubbia amplexicaulis*.

— L'ultrastructure de l'exine au niveau des cloisons communes, due à la présence de nombreuses perforations; lorsque ces dernières sont situées dans la partie latérale des monades, il y a soudure de la nexine et parfois en quelques points, du tectum de deux monades adjacentes. Au niveau des perforations des cloisons sur les faces latérales et proximales, il y a soudure de l'endexine et de la sole des deux monades formant ainsi des « ponts » (Pl. 3, *9*; 4, *15*). Au niveau des perforations il y a d'ailleurs continuité de l'intine et du cytoplasme des sporocytes des deux monades contiguës. Lorsque les cloisons communes entre les perforations sont très longues, il y a soudure des parois par l'intermédiaire de columelles très courtes et peu nombreuses. Cette structure de l'exine est identique à celle que l'on rencontre chez certaines *Mimosaceæ* (O. M. Barth, 1975), *Gentianaceæ* (S. Nilsson, 1970), *Onagraceæ* (J. J. Skvarla, P. H. Raven & J. Praglowski, 1975)...

Lorsque le pollen est simple, les grains sont hétéropolaires. Après observation au stade tétrade (F. B. Sampson, 1974) l'aperture est confirmée comme étant distale. L'ornementation au pôle distal est réticulée comme chez les autres espèces du genre, mais dans les eumonades l'ornementation réticulée a gagné les faces latérales et le pôle proximal du pollen. Ce type de grain rappelle celui de certaines monocotylédones.

1. Les perforations au niveau des cloisons communes ont été décrites par M. Van Campo & Ph. Guinet en 1961, puis par Ph. Guinet en 1965, 1969 chez les pollens en tétrades calymmées de plusieurs groupes (*Asclepiadaceæ*, *Cæsalpiniaceæ*, *Burmanniaceæ*, *Pedaliaceæ*...). Ces perforations ont également été observées par M. Van Campo chez les *Winteraceæ* dans le pollen de *Bubbia amplexicaulis*, *B. heteroneura* et *Zygogynum vieillardii* (Schémas inédits).

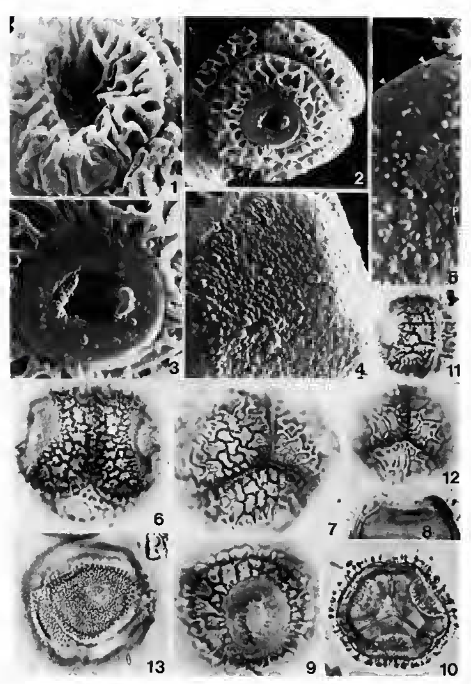


Pl. 5. — **Bubbia howena** (F. v. M.) v. Tiegh. : **1**, vue distale × 2 600; **2**, faces latérales de deux monades soudées, sole clavée ou verruqueuse × 2 600. — **Bubbia isoneura** v. Tiegh. : **3**, soudure entre deux monades par l'intermédiaire des columelles × 3 000; **4**, pollen × 1 200; **5**, soudure entre trois monades × 3 000. — **Belliolum crassifolium** (Baill.) v. Tiegh. : **6**, pollen × 1 200; **7**, vue distale × 3 000. — **Belliolum rivulare** v. Tiegh. : **8**, vue distale × 3 000. — **Drimys brasiliensis** Miers : **9**, réseau simplicolumellé × 3 000. — **Zygogynum bicolor** v. Tiegh. : **10**, pollen × 1 600; **11**, vue distale, membrane aperturale × 2 600; **12**, exine au niveau de contact de deux monades × 5 000.

TABLEAU I

RÉPARTITION DES CARACTÈRES POLLINIQUES DES *Winteraceæ*
LES RAPPORTS DE *Bubbia perrieri* AVEC LES AUTRES GENRES DE LA FAMILLE

Perforations des cloisons communes	Caractères des apertures		Réseau à grandes mailles simplicolumellées		Réseau à petites mailles simpli- à duplicolumellées
			Largeur du mur du reseau $<$ au diamètre des columelles	Largeur du mur du réseau $>$ au diamètre des columelles	
			GROUPE I	GROUPE II	GROUPE III
Environ 0,5 à 1 μ de largeur	Limites de la membrane aperturale diffuses le plus souvent; membrane aperturale scabre	Pas de costæ	*Bubbia*		
	Limites de la membrane aperturale nettes; membrane aperturale clavée ou verruqueuse très différente du reste de l'exine	Des costæ	*Belliolum*		
Très fines		Pas de costæ	*Bubbia perrieri*	*Drimys* sect. *Drimys* *Pseudowintera* *Drimys* sect. *Tasmannia*	*Zygogynum* *Exospermum*



Pl. 6. — **Pseudowintera colorata** (Raoul) Dandy : **1**, vue distale membrane aperturale clavée, soudure de deux monades par la sole dans la région équatoriale des monades seulement × 3 000. — **Drimys brasiliensis** Miers : **2**, pollen × 1 200; **3**, aperture, marge × 3 000; **4**, vue distale d'une monade × 3 000; **5**, perforation et ponts des cloisons communes au pôle proximal × 3 000. — **Drimys winteri** J. R. & G. Forst. var. **chilensis** ; **6**, réseau simpli- et duplicolumellé; **9**, vue distale, aperture. — **Drimys granadensis** L. : **7**, réseau simplicolumellé; **8**, costæ. — **Drimys lanceolata** (Poiret) Baill. : **10**, coupe optique passant par les apertures, membrane aperturale clavée. — **Drimys piperita** Hook. f. : **11**, diade; **12**, exine simplicolumellée. — **Exospermum stipitatum** (Baill.) v. Tiegh. : **13**, pollen. — 2 à 9, **Drimys** sect. **Drimys**; 10 à 12, **Drimys** sect. **Tasmania**.

Dans l'ensemble des *Winteraceæ*, on peut distinguer trois groupes de pollen (Tableau I) :

1 : Le réseau a de grandes mailles, l'épaisseur du mur est inférieure ou égale au diamètre des columelles : *Bubbia*, *Belliolum*;

2 : Le réseau a de grandes mailles, l'épaisseur du mur est supérieure au diamètre des columelles : *Drimys*, *Pseudowintera*.

3 : Le réseau a de petites mailles : *Exospermum*, *Zygogynum*.

Dans ces groupes on remarquera que les variations de structure du pollen notamment au niveau des apertures (costæ) sont les mêmes entre les deux genres *Bubbia* et *Belliolum* qu'entre les deux sections *Tasmania* et *Drimys* du genre *Drimys*.

3. POSITION PALYNOLOGIQUE DE *BUBBIA PERRIERI* AU SEIN DES *WINTERACEÆ*

Le pollen de *Bubbia perrieri* a de grandes dimensions comme celui de *Drimys* sect. *Drimys*. Par son aperture et en particulier son endoaperture entourée de costæ et recouverte d'une membrane aperturale épaisse, verruqueuse à clavée, il se rapproche de *Belliolum* et de *Drimys* sect. *Drimys*; par son endoaperture subelliptique à subcirculaire, il est comparable à celui de *Belliolum*. Par son exine et en particulier son réseau, il présente des affinités avec celui de *Belliolum* (grandes mailles, mur continu et en position subéquatoriale) et à un degré moindre avec celui de *Bubbia* dont les mailles sont plus petites et le mur subéquatorial souvent discontinu. L'ultrastructure de l'exine de *Bubbia perrieri* est comparable à celle de *Belliolum* mais le pollen s'en distingue par l'absence de larges perforations; chez *Drimys winteri*, sect. *Drimys* au contraire, les perforations sont très fines et peu nombreuses. En outre, au niveau de l'aperture, la sole est réduite à une seule strate chez *Bubbia perrieri* et *Belliolum*, mais présente plusieurs feuillets chez *Bubbia*; l'endexine est continue, massive chez *Bubbia perrieri* et *Belliolum*, mais présente des masses plus ou moins cupuliformes et discontinue chez *Bubbia*. L'intine chez *Bubbia perrieri* (Pl. 2, *9*) est épaisse comme chez *Belliolum* alors qu'elle reste toujours extrêmement ténue chez *Bubbia* (Pl. 3, *5*).

Ainsi par sa structure et sa sculpture, le pollen de *Bubbia perrieri* se rapproche nettement de celui de *Belliolum*, mais s'en distingue toutefois par la différence de taille des perforations au niveau des cloisons communes. Sa place parmi les autres genres de la famille est précisée dans le tableau I.

Le but de ce travail qui était de rechercher les rapports palynologiques de *Bubbia perrieri* avec les autres espèces a permis d'apporter de nouveaux critères qui, additionnés à d'autres caractères morphologiques et anatomiques confirmés ou découverts indépendamment par J. F. Leroy et M. Baranova, seront susceptibles d'aider à éclaircir ultérieurement les relations de cette espèce au sein de la famille.

REMERCIEMENTS : Les observations en microscopie électronique à transmission ont été réalisées au Laboratoire de Pathologie végétale du C.N.R.A. à Versailles, grâce à l'obligeance de M. le Professeur P. CORNUET et de Mme E. MICHON.

Les études en microscopie électronique à balayage ont été réalisées au Laboratoire de Géologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

LISTE DES ÉCHANTILLONS PHOTOGRAPHIÉS :

— au Mph, pollen acétolysé : *Bubbia perrieri* R. Cap., *Perrier de la Bâthie 10150*, Madagascar, P; *Belliolum crassifolium* (Baill.) v. Tiegh., *Lécard s.n.*, Nouvelle-Calédonie, P; *B. sp.* = *Bubbia insularis* Baill., Phytology Museum of Victoria, Melbourne, Howe Isl.; *B. sp.* = *Bubbia pauciflora* Dandy, *Pennell 233*, Nouvelle-Calédonie, P; *Bubbia amplexicaulis* Parm., *Bernier 1167*, Nouvelle-Calédonie, P; *Bubbia howena* (F. v. M.) v. Tiegh., *Parmentier s.n.*, Howe Isl., P; *Bubbia pancheri* (Baill.) Burtt, *Balansa 3031*, Nouvelle-Calédonie, P; *Bubbia semecarpoides* (F. v. M.) Burtt, *M. Strick 1966*, Queensland; *Drimys granadensis* L., *Schlim 302*, Colombie, G; *Drimys lanceolata* (Poiret) Baill., *M. Strick 1963*, Tasmanie; *Drimys piperita* Hook. f., *Vink 17157*, Nouvelle-Calédonie, L,; *Drimys winteri* J. R. & G. Forst. var. *chilensis*, *Belfore s.n.*, Chili, MPU; *Exospermum stipitatum* (Baill.) v. Tiegh., *Vieillard s.n.*, Nouvelle-Calédonie, P.;

— au MeB, pollen acétolysé : *Drimys brasiliensis* Miers, *Smith, Klein & Hatschbach 14554*, Brésil, P; *Pseudowintera colorata* (Raoul) Dandy, *Filhol s.n.*, Nouvelle-Calédonie, P.

— au MeB ou au MeT, pollen non acétolysé : *Bubbia perrieri* R. Cap., *Perrier de la Bâthie 10150*, Madagascar, P; *Belliolum rivularev.* Tiegh, *MacKee 17748*, Nouvelle-Calédonie, P; *Belliolum crassifolium* (Baill.) v. Tiegh., *Lécard 1879*, Nouvelle-Calédonie, P; *Bubbia amplexicaulis* Parm., *Bernier 1167*, Nouvelle-Calédonie, P; *Bubbia howena* (F.v.M.) V. Tiegh., *Parmentier s.n.*, Howe Isl., P; *Bubbia isoneura* v. Tiegh., *MacKee 14718*, Nouvelle-Calédonie, P; *Zygogynum bicolor* v. Tiegh., *Lécard s.n.*, Nouvelle-Calédonie, P.

BIBLIOGRAPHIE

AGABABYAN, V. Ch., 1972. — Ultrastructure of sporoderm of some primitive Angiospermæ, *Bot. Zh. Moscow* 57 : 955-959.

BAILEY, I. W. & NAST, C. G., 1943. — The comparative morphology of the Winteraceæ. I, pollen and stamens, *Jour. Arn. Arb.* 24 : 340-346.

BAILEY, I. W. & NAST, C. G., 1945. — The comparative morphology of the Winteraceæ. II, summary and conclusions, *Journ. Arn. Arb.* 26 : 37-47.

BARANOVA, M. ,1972. — Systematic anatomy of the leaf epidermis in the Magnoliaceæ and some related families, *Taxon* 21 (4) : 447-469.

BARTH, O. M., 1965. — Feinstruktur des sporoderms einiger brasilianischer Mimosoiden-Polyaden, *Pollen et Spores* 7 (3) : 429-441.

BHANDARI, N. N., 1963. — Embryology of Pseudowintera colorata. A vesseless dicotyledon, *Phytomorphology* 13 : 303-316.

BONGERS, J. M., 1973. — Epidermal leaf characters of the Winteraceæ, *Blumea* 21 : 381-411.

CAPURON, R., 1963. — Contributions à l'étude de la flore de Madagascar. XII. Présence à Madagascar d'un nouveau représentant (Bubbia perrieri R. Capuron) de la famille des Wintéracées, *Adansonia* 3 : 373-378.

ERDTMAN, G., 1952. — *Pollen morphology and plant taxonomy*. Angiosperms. An introduction to palynology. I. 539 p., Almqvist & Wiksell ed., Stockholm et réédition 1966, 553 p.

ERDTMAN, G., 1964. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenmorphologie von Lactoris fernandeziana und Drimys winteri, *Grana Palynologica* 5 (1) : 33-39.

Faegri, K. & Iversen, J., 1964. — *Textbook of pollen analysis*, ed. 2, 237 p., Munksgaard ed., Copenhagen et 3 éd., 1975, 295 p.

Fiser, J. & Walker, D., 1967. — Notes on the pollen morphology of Drimys Forst., section Tasmania (R. Br.) F. Muell., *Pollen et Spores* 9 (2) : 229-239.

Guinet, Ph., 1965. — Remarques sur les pollens composés à parois internes perforées, *Pollen et Spores* 7 (1) : 13-18.

Guinet, Ph., 1969. — Les Mimosaceæ. Étude de palynologie fondamentale, corrélations, évolution, *Inst. Fr. de Pondichery, Trav. Sect. Sci. et Techn.* 9 : 1-293.

Heuser, C. J., 1971. — *Pollen and spores of Chile*, Univ. Arizona Press, Tucson, 167 p.

Hotchkiss, A. T., 1955. — Chromosome numbers and pollen tetrad size in the Winteraceæ, *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 80 (1) : 46-53.

Lugardon, B. & Le Thomas, A., 1974. — Sur la structure feuilletée de la couche basale de l'ectexine chez diverses Annonacées, *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 259 (D) : 255-258, pl. I et II h.t.

Martin, H. A., 1973. — The palynology of some tertiary pleistocene deposits, Lachlan River Valley, New South Wales, *Australian Journ. Bot.*, Suppl. ser. (6) : 1-57.

Mohl, H. von, 1835. — Sur la structure et les formes des grains de pollen, *Ann. Sci. Nat.*, ser. 2, 3 : 148-180, 220-236, 304-349.

Nilsson, S., 1970. — Pollen morphological contributions to the taxonomy of Lisianthus L. s. lat. (Gentianaceæ), *Svensk. Bot. Tidskr.* 64 (1) : 1-43.

Roland, F., 1968. — L'étude de l'ultrastructure des apertures : II, pollens à sillons *Pollen et Spores* 10 (3) : 479-519.

Roland, F., 1971. — The detailed structure and ultrastructure of an acalymate tetrad, *Grana* 11 : 41-44.

Sampson, F. B., 1963. — The floral morphology of Pseudowintera, the New Zealand member of the vesseless Winteraceæ, *Phytomorphology* 13 : 403-423.

Sampson, F. B., 1974. — A new pollen type in the Winteraceæ, *Grana* 14 : 11-15.

Skvarla, J. J., Raven, P. H. & Praglowski, J. ,1975. — The evolution of pollen tetrads in Onagraceæ, *Amer. Journ. of Bot.* 62 (1) : 6-35.

Straka, H., 1963. — Ueber die mögliche Phylogenetische Bedeutung der Pollenmorphologie der madagascarischen *Bubbia perrieri* R. Cap. (Wintercaeæ), *Grana Palynologica* 4 (3) : 355-360.

Straka, H., 1975. — Pollen- und Sporenkunde *in Grundbegriffe der modernen Biologie* 13 : 1-238, Gustav Fischer ed., Stuttgart.

Van Campo, M. & Guinet, Ph., 1961. — Les pollens composés. L'exemple des Mimosacées, *Pollen et Spores* 3 (2) : 201-218.

Walker, J. W., 1976. — Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms in Ferguson, I. K. & Muller, J. éd., *the evolutionary significance of the exine*, Linnean Society Symposium Series (1) : 251-308, London.

Wille, N., 1886. — Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstung der Membranen durch Intussusception, *Christiania Videnskabs-Selskabs Forth.* (5) : 1-71.

Wodehouse, R. P., 1935. — *Pollen grains*, 574 p., Mac Graw-Hill Book Company Inc., et 3 éd. 1965.

Laboratoire associé n° 218 du C.N.R.S.,
Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - Paris.